

УДК 591.69+599.323.1

ЭНДО- И ЭКТОПАРАЗИТЫ КАК ФАКТОРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ
РЕАКЦИЙ ГУМОРАЛЬНОГО ИММУНИТЕТА КРАСНЫХ ПОЛЕВОК
(*CLETHRIONOMYS RUTILUS*) В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

© А. К. Добротворский, М. П. Мошкин, А. И. Чечулин,
В. В. Панов, В. В. Мак

На основании пятилетних исследований популяции красной полевки *Clethrionomys rutilus* на юге Западной Сибири приведены данные о сезонной динамике зараженности двумя доминирующими видами паразитов (цеостодой *Hymenolepis horrida* и преимагинальными фазами иксодового клеща *Ixodes persulcatus*) и их распределении по различным демографическим группам хозяина.

Проведена оценка гуморального иммунного ответа полевок (количество анти-телообразующих клеток селезенки) на введение эритроцитов барана. Выявлено, что паразитирование *H. horrida* ведет к значимому снижению иммунореактивности хозяев-сеголеток, не участвующих в размножении. У полевок всех возрастных групп, на которых в момент отлова паразитировали клещи *I. persulcatus*, выявлена достоверная активация иммунного ответа по сравнению с незараженными хозяевами.

Иммунные реакции играют важную роль во взаимоотношениях позвоночных животных и их паразитов (Балашов, 1982; Cox, 1982; Холмс, 1988). Все больше подтверждений находит точка зрения, что иммунитет хозяев является одним из ведущих факторов, определяющих уровень численности и характер распределения тех или иных паразитов в популяциях хозяев (Berding e. a., 1987; Anderson, 1994).

Так, половые и возрастные различия зараженности животных в природных популяциях паразитами часто трактуются как следствие неодинаковой устойчивости к заражению представителей определенных демографических групп (Folstad e. a., 1989; Haukisalmi e. a., 1995; Zuk e. a., 1996). Изменения иммунитета рассматриваются как одна из причин сезонных и многолетних колебаний зараженности популяций животных паразитами и возбудителями инфекций (Cook, Beer, 1958; Andrews e. a., 1972; Geller, Christian, 1982; Bradley e. a., 1988). Вместе с тем предположения о роли иммунных реакций в регуляции зараженности паразитами базируются главным образом на результатах лабораторных экспериментов или косвенных оценках иммунитета диких животных. Прямое определение защитных реакций используется в популяционных исследованиях паразито-хозяйственных отношений крайне редко (McGowan e. a., 1980).

С другой стороны, известно, что паразиты способны модифицировать иммунные реакции зараженных животных для того, чтобы обеспечить успешное продолжение своего жизненного цикла. Подавление иммунных реакций хозяев хорошо известно для тканевых и кишечных гельминтов (Шульц, Гвоздев, 1976). Аналогичные иммуномодулирующие эффекты выявлены и у членистоногих-экто паразитов, в частности иксодовых клещей (Ribero, 1989; Wikel, Ramachandra, 1992).

Несмотря на то что вопрос о влиянии паразитов на структуру и динамику популяций хозяев широко обсуждается в экологической литературе (Anderson, 1979; Dobson, Hudson, 1986; Gregory, Keumeg, 1987; Scott, Dobson, 1989),

применительно к мелким млекопитающим данные о влиянии паразитов на приспособленность и выживаемость их хозяев весьма немногочисленны и зачастую противоречивы. В ряде случаев выявлена связь морфофизиологических характеристик хозяев в зависимости от зараженности гельминтами (Wiger, 1977; Галактионов, Ковалчук, 1996) или пораженности иксодовыми клещами (Окулова, Аристова, 1973). Предпринимались также попытки оценить показатели смертности зверьков в зависимости от уровня их инвазированности эндо- или эндопаразитами (Lechmann, 1992; Haukisalmi e. a., 1994).

На примере западносибирских популяций полевок рода *Clethrionomys* было показано, что реакции гуморального иммунитета закономерным образом изменяются в зависимости от генеративного состояния зверьков, сезона и фазы цикла численности (Мошkin и др., 1995; Moshkin e. a., 1997). Закономерен вопрос о том, входят ли массовые виды паразитов в число факторов, влияющих на иммунореактивность полевок.

В настоящей работе изучено влияние спонтанной инвазированности *Hymenolepis horrida* (Linstow) (Cestoda, Hymenolipedidae) и *Ixodes persulcatus* Schulze (Acari, Ixodidae), паразитами-доминантами красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, на изменчивость показателей иммунореактивности зверьков из природной популяции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с 1992 по 1996 г. на стыке подзон северной лесостепи и подтаежных лесов Западносибирской равнины, на участке, расположенном в 30 км к югу от г. Новосибирска. Регулярные отловы полевок проводили с использованием линий живоловок (с начала мая по конец сентября) и ловчих канавок (с начала июня по конец августа). Кроме того, для оценки зараженности гельминтами в зимний период полевок ежемесячно отлавливали живоловками с ноября по май 1993—1994 гг. Отловленных зверьков помещали в индивидуальные бязевые мешочки и доставляли в лабораторию.

Сразу после отлова часть зверьков (около 50 %) подвергали осмотру на эктопаразитов и гельминтологическому вскрытию по общепринятым методикам (Жмаева и др., 1964; Ивашкин и др., 1971). Другую часть полевок осматривали на наличие присосавшихся личинок и нимф таежного клеща, регистрировали их количество, после чего зверьков помещали в виварий. Их содержали в стандартных пластиковых клетках для лабораторных мышей ($22 \times 35 \times 8$ см) при естественных температуре и фотoperиоде. После 3—5-суточной передержки полевкам вводили интраперitoneально 0.5 мл 2%-ной суспензии (2×10^8 клеток) эритроцитов барана (ЭБ). На 5-е сут после иммунизации зверьков умерщвляли методом цервикальной дислокации и оценивали количество антителообразующих клеток (АОК) селезенки по методу Каннингхама (Cunningham, 1965; Cunningham, Szenberg, 1968). Техника проведения тестов подробно описана в публикации Мошкина с соавт. (Moshkin e. a., 1997). После оценки иммунного ответа зверьков подвергали гельминтологическому вскрытию.

При оценке генеративного состояния полевок половозрелыми считали самцов с массой семенников, превышающей 100 мг (Новиков, 1991). К категории размножающихся относили самок, имеющих в матке эмбрионы или плацентарные пятна от предыдущих беременностей. Зимовавших зверьков и половозрелых сеголеток дифференцировали на основе оценки степени развития коренных зубов (Кошкина, 1955).

Всего были отловлены и осмотрены на наличие паразитирующих иксодовых клещей 603 красные полевки, проведено гельминтологическое вскрытие 561 зверька. Гуморальный иммунный ответ на введение ЭБ был оценен у 280 полевок, из них 278 было предварительно осмотрено на наличие личинок и нимф таежного клеща, а 263 вскрыты и осмотрены на наличие гельминтов.

Поскольку распределение анализируемых показателей не были нормальными, для статистических оценок использованы непараметрические критерии (Плохинский, 1970; Sokal, Rohlf, 1981). Для того чтобы оценить значимость влияния паразитов на изменчивость иммунного ответа полевок был проведен двухфакторный дисперсионный анализ количества АОК на единицу массы селезенки, величины которых предварительно трансформировали логарифмированием. Расчеты проводили на ПЭВМ с использованием статистического пакета STATISTICA CSS—4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цестоды *H. horrida* и преимагинальные фазы таежного клеща *I. persulcatus* распределялись в популяции красной полевки агрегированно. На долю особей, у которых было зарегистрировано большее, чем в среднем по популяции, количество паразитов, приходилось 2.7 % для *H. horrida*, 8.2 и 3.2 % — для личинок и нимф *I. persulcatus* соответственно. Анализ частотного распределения паразитов (табл. 1) показал, что заражение зверьков одним из видов не влияет на вероятность быть зараженным другим. Эмпирические частоты особей хозяина, у которых были обнаружены два разных паразита, не отличались по критерию Хи-квадрат от частот, которые были рассчитаны исходя из предположения об их независимом распределении (вероятность одновременного паразитирования двух видов равна произведению встречаемости каждого из видов в популяции).

Зараженность различных демографических групп полевок оценивали по материалам, объединенным за все годы исследований. Показатели обилия, встречаемости и интенсивности заражения *H. horrida* не различались в зависимости от пола зверьков (табл. 2). Неполовозрелые особи полевок были менее заражены по сравнению с половозрелыми перезимовавшими и сеголетками. Но различия индексов обилия гельминтов для этих групп, оцененные по критерию Манн—Уитни, были достоверны лишь при объединении самцов и самок в одну выборку ($p < 0.05$). Интенсивно инвазированные полевки (максимально до 12 особей *H. horrida*) были отмечены

Таблица 1

Частота встречаемости *Hymenolepis horrida* и *Ixodes persulcatus* в популяции красной полевки и частота их совместного паразитирования
(объединенные данные за 1992—1996 гг., $n = 448$)

Table 1. Frequency of occurrence of *Hymenolepis horrida* and *Ixodes persulcatus* and frequency of their coincidence in the population of the red vole
(data pooled from 1992—1996, $n = 448$)

Вид и фаза развития паразита	Число зараженных хозяев	Частота встречаемости (в долях от единицы)	
		эмпирическая	теоретическая
<i>H. horrida</i>	102	0.228	
<i>I. persulcatus</i> , личинки	207	0.462	
<i>I. persulcatus</i> , нимфы	48	0.107	
<i>I. persulcatus</i> , личинки совместно с нимфами	32	0.071	0.049
<i>H. horrida</i> совместно с личинками <i>I. persulcatus</i>	47	0.105	0.105
<i>H. horrida</i> совместно с нимфами <i>I. persulcatus</i>	12	0.027	0.024
<i>H. horrida</i> совместно с личинками и нимфами <i>I. persulcatus</i>	7	0.016	0.012

Таблица 2

Зараженность различных демографических групп красной полевки цестодой
Hymenolepis horrida (объединенные данные за 1992—1996 гг.)

Table 2. Some indices of infection with the tapeworm *Hymenolepis horrida*
in different demographic groups of the red vole (data pooled from 1992—1996)

Демографическая группа полевок	Самцы		Самки	
	индекс обилия M ± SD	встречае- мость, %	индекс обилия M ± SD	встречае- мость, %
Зимование	0.35 ± 0.75 (66)	21.2	0.73 ± 2.04 (66)	30.3
Размножающиеся (сеголетки)	0.49 ± 1.32 (136)	25	0.54 ± 1.09 (54)	27.8
Неполовозрелые сеголетки	0.23 ± 0.51 (144)	18.8	0.24 ± 0.52 (95)	20

Примечание. Здесь и в табл. 3: в скобках — число паразитов.

исключительно среди участвующих в размножении зверьков. У неразмножающихся сеголеток максимальное число паразитов в одном хозяине не превышало 2.

В противоположность упомянутому выше виду для пораженности личинками и нимфами *I. persulcatus* была характерна хорошо выраженная зависимость от пола и возраста зверьков (табл. 3). У репродуктивно активных красных полевок подавляющее большинство показателей зараженности личинками и нимфами таежного клеща было достоверно выше у самцов, чем у самок. Анализ с использованием критерия Краскела—Валлиса показал, что у самцов достоверно возрастали индексы обилия личинок и нимф от неполовозрелых сеголеток к перезимовавшим зверькам ($p < 0.001$). У самок возраст хозяина был значим лишь для индекса обилия нимф ($p <$

Таблица 3

Зараженность различных демографических групп красной полевки преимагинальными фазами клеща *Ixodes persulcatus* (объединенные данные за 1992—1996 г.)

Table 3. Some indices of infection with the tick *Ixodes persulcatus* in different demographic groups of the red vole (data pooled from 1992—1996)

Демографическая группа полевок	Фаза развития улещей	Самцы		Самки	
		индекс обилия M ± SD	встречае- мость, %	индекс обилия M ± SD	встречае- мость, %
Зимование	Личинки	5.5 ± 9 (99)***	71.7+++	1.4 ± 2.7 (85)	41.2
	Нимфы	0.6 ± 1.2 (99)	30.3+	0.2 ± 0.5 (85)	16.5
Размножающиеся сеголетки	Личинки	3.6 ± 5.76 (133)***	66.2+++	1 ± 1.09 (53)	37.7
	Нимфы	0.2 ± 0.8 (133)	15	0.1 ± 0.5 (53)	9.4
Неполовозрелые сеголетки	Личинки	0.8 ± 1.9 (136)	24.3	1.6 ± 6.1 (97)	27.8
	Нимфы	0.04 ± 0.2 (136)	3.7	0.04 ± 0.2 (97)	4.1

Примечание. Достоверность различий между самцами и самками: *** — $p < 0.001$ (критерий Манн—Уитни); + — $p < 0.05$; +++ — $p < 0.001$ (критерий хи-квадрат).

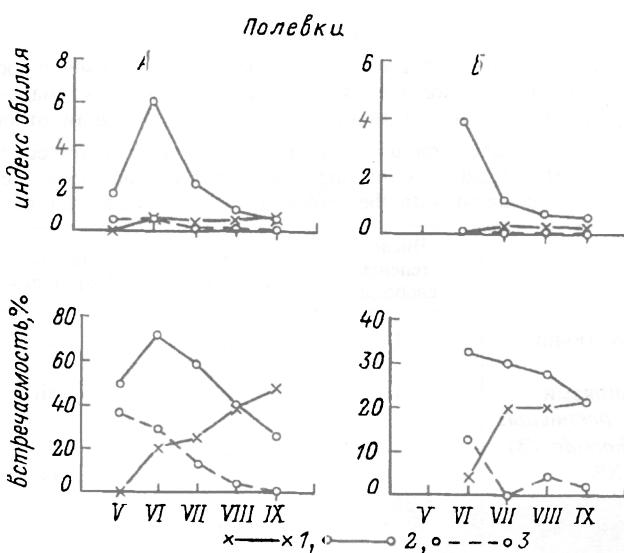


Рис. 1. Сезонные изменения зараженности популяции красных полевок цестодой *Hymenolepis horrida*, личинками и нимфами клеща *Ixodes persulcatus*.

А — полевки размножающиеся, Б — неполовозрелые; по оси ординат — месяцы; 1 — *Hymenolepis horrida*; 2 — личинки *Ixodes persulcatus*; 3 — нимфы *Ixodes persulcatus*.

Fig. 1. Seasonal variations of infection with the tapeworm *Hymenolepis horrida*, and larvae and nymphs of the tick *Ixodes persulcatus* in the of the red vole population.

0.05). Как и для *H. horrida*, показатели зараженности перезимовавших зверьков и размножающихся сеголеток клещами *I. persulcatus* были практически одинаковыми.

Судя по имеющимся публикациям, в зимний период лесные полевки не заражены *H. horrida*, начало появления первых зараженных особей приблизительно совпадает с наступлением теплого сезона (Меркушева, 1963; Сурков, 1974). Нам также не удалось обнаружить этот вид у 38 красных полевок, отловленных и вскрытых за период с конца ноября по конец мая. У полевок, участвующих в размножении, индекс обилия *H. horrida* резко возрастал в июне, а затем в течение всего летнего сезона практически не изменялся ($H = 15.3$, $p < 0.01$, критерий Краскела—Валлиса). Зараженные неполовозрелые сеголетки начинали попадаться также в июне, но сезонный рост обилия гельминтов в этой группе хозяев был статистически недостоверным (рис. 1).

В размножающейся части популяции красной полевки встречаемость *H. horrida* постепенно нарастала от мая к сентябрю, в начале и конце летнего сезона показатели достоверно различаются по критерию хи-квадрат ($p < 0.05$). Встречаемость гельминта у неполовозрелых сеголеток была достоверно ниже во все месяцы ($p < 0.05$), за исключением июля. Начиная с июля у неполовозрелых полевок показатели встречаемости оставались неизмененными на протяжении всего летнего сезона. Подавляющее большинство (12 из 16) гиперинвазированных половозрелых зверьков, зараженных более чем двумя особями гельминта, было отловлено в июне и июле.

Ход сезонных изменений пораженности красных полевок личинками и нимфами таежного клеща (рис. 1) не имел принципиальных отличий от картины, описанной в литературе (Бабенко, 1985). Для показателей пораженности зверьков личинками и нимфами были характерны сезонные максимумы в мае—июне и постепенное их снижение к концу лета. В частности, для половозрелых полевок статистически достоверными были сезонные изменения индексов оби-

Таблица 4

Ковариационный анализ влияния зараженности паразитами на изменчивость гуморального иммунного ответа красных полевок (количество АОК на 1 мг массы селезенки логарифмировано и центрировано по годам и месяцам отлова)

Table 4. Analysis of covariance immune response in red voles in respect to the occurrence of parasites (the numbers of antibody-forming cells per 1 mg of spleen are logarithmically transformed and centered with the reference to month and year of capture)

Фактор	Число степеней свободы	Сумма квадратов	Значение F-критерия	Уровень значимости
Ковариата (репродуктивное состояние)	1	0.88	7.4	< 0.01
Пораженность личинками и нимфами <i>I. persulcatus</i>	1	1.39	11.56	< 0.001
Зараженность <i>H. horrida</i> (3)	1	0.27	2.29	0.13
Взаимодействие ПХЗ	1	0.01	0.09	0.76
Остаточная дисперсия	253	0.16		
Общая дисперсия	257	40.19		

лия личинок ($H = 44.6$, $p < 0.001$) и нимф ($H = 33.1$, $p < 0.001$). Для неполовозрелых сеголеток достоверно изменялся по сезону лишь показатель обилия нимф ($H = 9$, $p < 0.05$, критерия Краскела—Валлиса).

Как было показано ранее, одной из ведущих характеристик, обусловливающих индивидуальную изменчивость гуморального иммунного ответа красных полевок на антигенное воздействие, является их генеративное состояние (Мошкин и др., 1995; Moshkin e. a., 1997). В связи с этим при анализе влияния зараженности полевок *H. horrida* и *I. persulcatus* на изменчивость иммунореактивности зверьков было учтено влияние этого фактора, взятого в качестве ковариаты. С целью минимизации влияния временной изменчивости иммунного ответа полевок выборки за каждый месяц отлова были центрированы. Результаты показали, что пораженность

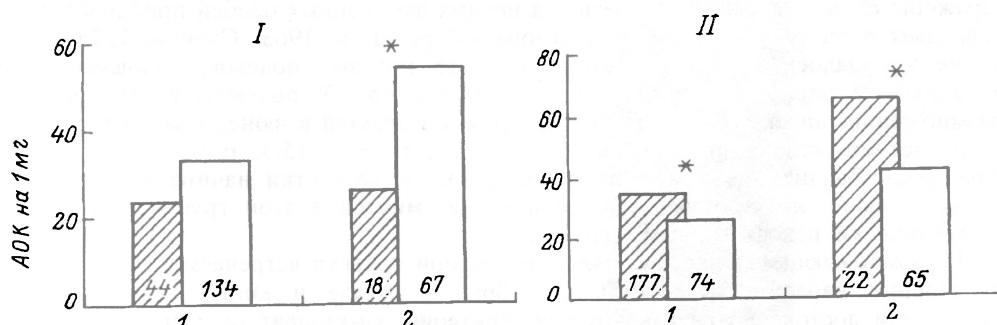


Рис. 2. Гуморальный иммунный ответ на введение ЭБ (АОК на 1 мг массы селезенки) у размножающихся (I) и неполовозрелых (2) красных полевок, зараженных (заштрихованные столбцы) и не зараженных паразитами (светлые столбцы).

I — *Hymenolepis horrida*; II — *Ixodes persulcatus*; звездочки — достоверные различия по критерию Манн—Уитни ($p < 0.05$); числа у основания столбцов — объем выборок.

Fig. 2. Humoral immune response to sheep red blood cells (antibody-forming cells per 1 mg of spleen) in breeding (I) and immature (2) red voles infested (coloured bars) and non-infested (blank bars) with parasites. Significant difference by Mann—Withney U-test ($p < 0.05$) indicated by asterisks, number of individuals tested given at the bottom of bars.

зверьков *I. persulcatus* оказывала значимое влияние на изменчивость гуморального иммунного ответа на введение ЭБ (табл. 4). Следует подчеркнуть, что это влияние сохранилось при снятии эффектов, связанных с генеративным состоянием полевок. Влияние зараженности *H. horrida* было статистически недостоверным.

В целом заражение *H. horrida* вело к снижению иммунореактивности полевок. Но для участвующих в размножении зверьков различия между средними показателями для зараженных и незараженных особей, оцененные по критерию Манн—Уитни, не были достоверными (рис. 2). Для этого вида паразита прослеживается слабая, но статистически достоверная отрицательная связь между величиной иммунного ответа и степенью зараженности особей хозяина. Значение рангового коэффициента Спирмена было равно -0.12 ($p < 0.05$, $n = 263$).

Влияние пораженности зверьков личинками и нимфами *I. persulcatus* на иммунореактивность полевок было иным. Как репродуктивно активная часть популяции, так и не участвующие в размножении сеголетки характеризовались более высокими средними показателями иммунореактивности зараженных особей по сравнению со зверьками, на которых не было отмечено паразитирование клещей (рис. 2). Для того чтобы оценить, зависят ли изменения иммунореактивности от количества паразитировавших клещей, был использован способ объединения личинок и нимф в одну выборку, предложенный Окуловой и Аристовой (1973). При этом исходили из допущения, что степень физиологического воздействия каждой из фаз на организм хозяина пропорциональна объему крови, поглощаемой во время питания. Поскольку для нимф таежного клеща он приблизительно в 6 раз больше, чем для личинок (Балашов, 1964), мы добавляли количество нимф с этим коэффициентом к количеству личинок. Как и в случае *H. horrida*, корреляция была слабой, но достоверной и положительной ($r = 0.14$, $p < 0.05$, $n = 278$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на все различия в адаптациях к паразитизму, характере распределения и сезонной динамике *H. horrida* и *I. persulcatus*, в их взаимоотношениях с красной полевкой выявляются сходные черты: большая часть «паразитарной нагрузки» приходится на репродуктивно активную часть популяции хозяина. Это часто отмечалось как для гельминтов, так и для членистоногих-эктопаразитов мелких грызунов (Cook, Beer, 1958; Аристова, 1977; Haukisalmi e. a., 1995).

Зараженность различных демографических групп хозяев определяется широким кругом факторов: территориальным поведением, активностью, размерами тела, резистентностью и мн. др. Для каждого конкретного паразита набор и иерархия факторов будут специфичными. Отчасти более интенсивная зараженность половозрелых красных полевок может быть обусловлена и тем, что у зверьков, вступающих в размножение, снижаются показатели иммунитета (Мошкин и др., 1995; Moshkin e. a., 1997). С другой стороны, у неразмножающихся молодых зверьков иммунореактивность выше, а зараженность паразитами ниже. По-видимому, преимущественное заражение репродуктивно активных полевок позволяет паразитам уменьшить воздействие иммунитета хозяев и создает условия для успешного освоения их популяции в следующем сезоне. Даже если значительная часть размножающихся полевок вырабатывает высокую устойчивость к повторному заражению, эта группа будет практически полностью элиминирована к концу лета. Молодые зверьки поздних генераций осенью контактируют с паразитами значительно меньше и будут восприимчивы к заражению, когда вступят в размножение следующей весной. В пользу высказанного выше предположения свидетельствует и картина сезонной динамики обоих видов паразитов. Сезонные максимумы обилия *H. horrida* и *I. persulcatus* приходятся на июнь, когда в популяции преобладают перезимовавшие зверьки и размножающиеся сеголетки первых генераций.

Выявленные нами различия гуморального иммунного ответа красных полевок на введение ЭБ у зверьков, не зараженных и зараженных *H. horrida*, согласуются

с имеющимися представлениями об иммунологических эффектах взаимодействия гельминтов и их хозяев. Иммуносупрессивное действие, выявленное первоначально для тканевых гельминтов (Шульц, Гвоздев, 1976), было впоследствии продемонстрировано и для червей, паразитирующих в просвете кишечника. В частности, угнетение показателей иммунитета хозяина, в том числе и активности В-лимфоцитов, было выявлено при изучении паразитирования различных представителей рода *Nympolepis* (Астафьев и др., 1989; Двугалиева и др., 1990; van der Vorst, Dhout, 1990).

Изменения иммунореактивных красных полевок, связанные с паразитированием личинок и нимф *I. persulcatus*, отличалась от таковых для *H. horrida*. Известно, что иксодовые клещи также оказывают иммуномодулирующее действие на организм хозяина, которое способствует успешному насыщению паразитов. Исследования на морских свинках показали, что во время паразитирования клещей подавляются многие иммунные реакции, в том числе и формирование АОК, в ответ на введение ЭБ (Wikle, Ramachandra, 1992). В этой работе отмечена кратковременность подавления иммунных реакций, число АОК восстанавливается уже на 4-е сутки после окончания питания паразитов. С другой стороны, известно, что антигены слюны иксодовых клещей вызывают у полевок рода *Clethrionomys* выраженную резистентность к последующему паразитированию этих членистоногих (Лабецкая, 1990; Dizij, Kurtenbach, 1995).

В изучаемой популяции красных полевок гуморальный иммунный ответ зверьков, на которых за 8–10 сут до тестирования было отмечено паразитирование клещей, не только не снижался, но и, наоборот, существенно возрастал. Для того чтобы выяснить, связано ли увеличение иммунореактивности красных полевок с прекращением супрессивного воздействия слюны клещей после окончания их питания или это неспецифический эффект, обусловленный возникновением резистентности зверьков к питанию этих членистоногих, необходимы дополнительные экспериментальные исследования.

Таким образом, на примере популяции красной полевки и ее доминирующих паразитов показано, что последние оказывают значительное влияние на изменчивость иммунологических характеристик в природной популяции этих грызунов. Полученные результаты согласуются с предположением о том, что паразиты способны оказывать регуляторное воздействие на хозяев даже при отсутствии выраженной патогенности.

Работа выполнена благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 96–04–50113).

Список литературы

- Аристова В. А. Взаимосвязь иксодовых клещей и мелких грызунов в очагах клещевого энцефалита и факторы, ее определяющие: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 16 с.
- Астафьев Б. А., Яроцкий Л. С., Лебедева М. Н. Экспериментальное моделирование паразитозов в биологии и медицине. М.: Наука, 1989. 279 с.
- Бабенко Л. В. Сезонные изменения активности // Таежный клещ *Ixodes persulcatus Schulze* (Acarina, Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. С. 220–230.
- Балашов Ю. С. Количество крови, поглощаемой иксодовыми клещами (Acarina, Ixodidae) во время питания // Зоол. журн. 1964. Т. 43, № 3. С. 418–423.
- Балашов Ю. С. Паразито-хозяйственные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 319 с.
- Галактионов Ю. К., Ковалчук Е. С. Обусловливаемая гельминтозами морфофункциональная и репродуктивная изменчивость водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) // ДАН. 1996. Т. 349, № 2. С. 272–274.

- Двугалиева Э. Х., Канигина И. С., Филиппов В. В. Эффекторные и регуляторные механизмы иммунитета при гельминтозах // Вест. с.-х. науки. 1990. № 11. С. 105—112.
- Жмаева З. М., Земская А. А., Шлугер Е. Г. Кровососущие клещи (Arthropoda, Arachnoidea, Chelicera) // Методы изучения природных очагов болезней человека. М., 1964. С. 68—89.
- Ивашин В. М., Контримавичус В. Н., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных. М.: Наука, 1971. 123 с.
- Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоол. журн. 1955. Т. 36, № 3. С. 464—466.
- Лабецкая А. Г. Защитная реакция у млекопитающих при паразитировании иксодовых клещей. Минск: Навука і тэхніка, 1990. 157 с.
- Меркушева И. В. Гельминты грызунов // Фауна и экология паразитов грызунов. Минск: Наука и техника, 1963. С. 53—137.
- Мошкин М. П., Добротворский А. К., Мак В. В., Панов В. В., Добротворская Е. А. Иммунореактивность полевок рода Clethrionomys на разных фазах популяционного цикла // ДАН. 1995. Т. 345, № 2. С. 280—282.
- Новиков Е. А. Популяционные механизмы регуляции численности красной полевки. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1991. 17 с.
- Окулова Н. М., Аристова В. А. Воздействие эктопаразитов на популяцию красной полевки на юге Западной Сибири // Экология, 1973. № 6. С. 80—85.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с.
- Сурков В. С. Сезонная динамика зараженности лесных полевок гельминтами на Сахалине // Зоол. журн. 1974. Т. 53, № 2. С. 184—188.
- Холмс Д. С. Успехи экологической паразитологии — сообщества паразитов // Паразитология. 1988. Т. 1988. Вып. 2. С. 113—121.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. Т. 3. Патология и иммунология при гельминтозах. М.: Наука, 1976. 248 с.
- Anderson R. M. The influence of parasitic infections on the dynamics of host population growth // Population dynamics. Anderson R. M., Turner B. D., Taylor L. R. eds. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1979. P. 245—281.
- Anderson R. Mathematical studies of parasite infection and immunity // Science. 1994. Vol. 264, N 5167. P. 1884—1886.
- Andrews R. V., Belknap R. W., Southard J., Lorincz M., Hess S. Physiological, demographic, and pathological changes in wild Norway rat populations over an annual cycle // Comp. Biochem. and Physiol. 1972. Vol. 41a. P. 149—165.
- Berding C., Keymer A. E., Murray J. D., Slater F. G. The population dynamics of acquired immunity to helminth infection: experimental and natural transmission // J. Theor. Biol. 1987. Vol. 126, N 2. P. 167—182.
- Bradley A. J., Kemper C. M., Kitchener D. J., Humphreys W. F., How R. A., Schmitt L. H. Population ecology and physiology of the common rock rat, Zyzomys argurus (Rodentia, Muridae) in tropical northwestern Australia // J. Mammal. 1988. Vol. 69. P. 749—764.
- Cook D. F., Beer J. R. A study of louse populations on the meadow vole and deer mouse // Ecology. 1958. Vol. 39. P. 239—250.
- Cox F. E. G. Immunology // Modern Parasitology. Cox F. E. G. ed. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1982. P. 318—355.
- Cunningham A. J. A method of increased sensitivity for detecting single antibody-forming cells // Nature. 1965. Vol. 207, N 5001. P. 1106—1107.
- Cunningham A. J., Szenberg A. Further improvements in the plaque technique for detecting single antibody-forming cells // Immunology. 1968. Vol. 14. P. 599—600.

- Dizij A., Kurtenbach K. Clethrionomys glareolus, but not Apodemus flavicollis acquires resistance to Ixodes ricinus L., the main vector of Borrelia burgdorferi // Parasite Immunol. (Oxford). 1995. Vol. 17. P. 177—183.
- Dobson A. P., Hudson P. J. Parasites, disease, and the structure of ecological communities // Trends. Ecol. Evol. 1986. Vol. 1. P. 11—15.
- Folstad I., Nilssen A. C., Halvorsen O., Anderson J. Why do male reindeer (*Rangifer t. tarandus*) have higher abundance of second and third instar larvae of *Hypoderma tarandi* than females? // Oikos. 1989. Vol. 55, N 1. P. 87—92.
- Geller M. D., Christian J. J. Population dynamics, adrenocortical function, and pathology in *Microtus pennsilvanicus* // J. Mammal. 1982. Vol. 63, N 1. P. 85—95.
- Gregory R. D., Keymer A. E. The ecology of host-parasite interactions // Sci. Progr. (Gr. Brit.). 1987. Vol. 73, N 1. P. 67—80.
- Haukisalmi V., Hanttonen H., Batzli G. O. Helminth parasitism in the voles *Microtus oeconomus* and *M. miurus* on the North Slope of Alaska: host specificity and the effects of host sex, age and breeding status // Ann. Zool. Fennici. 1995. Vol. 32. P. 193—201.
- Haukisalmi V., Henttonen H., Pietianen H. Helminth parasitism does not increase the vulnerability of the field vole *Microtus agrestis* to predation by ural owl *Strix uralensis* // Ann. Zool. Fennici. 1994. Vol. 31, N 2. P. 363—369.
- Lechmann T. Ectoparasite impacts on *Gerbillus andersoni allenbyi* under natural conditions // Parasitology. 1992. Vol. 104, N 3. P. 479—488.
- McGowan M. J., Homer J. T., O'Dell G. V., McNew R. W., Barker R. W. Performance of tick fed on rabbits inoculated with extracts derived from homogenized ticks *Amblyomma maculatum* Koch (Acarina: Ixodidae) // J. Parasitol. 1980. Vol. 66. P. 42—48.
- Moshkin M. P., Dobrotvorsky A. K., Mak V. V., Panov V. V., Dobrotvorskaya E. A. Variability of immune response to heterologous erythrocytes during population cycles of red (*Clethrionomys rutilus* Pallas) and bank (Cl. *glareolus* Schreber) voles // Oikos. 1997.
- Ribero J. M. C. Role of saliva in tick-host interactions // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 15—20.
- Scott M. E., Dobson A. The role of parasites in regulating host abundance // Parasitol. Today. 1989. Vol. 5. P. 176—183.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry // San Francisco, USA, Freeman. 2nd ed. 1981.
- Vorst, van der E., Dhout H. E. A. The influence of a *Hymenolepis diminuta* infection on peripheral blood leukocytes in mice // Rev. Iber. Parasitol. 1990. Vol. 50, N 1—2. P. 43—50.
- Wiger R. Some pathological effects of endoparasites on rodents with special reference to the population ecology of microtines // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 598—606.
- Wikel S. K., Ramachandra R. N. Tick induced modulation of the host immune response: antibodies, cell mediated immunity, and cytokines // 1st Int. Conf. On Tick-Borne Pathogens at the Host-Vector Interface: an Agenda for Research. Proc. and Abstr. St. Paul, Minnesota, USA, 1992. P. 240—244.
- Zuk M., Bryant M. J., Kolluru G. R., Miromovitch V. Trade-offs in parasitology, evolution and behaviour // Parasitol. Today. 1996. Vol. 12, N 2. P. 46—47.

Институт систематики и экологии
животных СО РАН, г. Новосибирск,
630 091

Поступила 23.09.1997

ENDO- AND ECTOPARASITES AS FACTORS INFLUENCING
ON A VARIABILITY OF HUMORAL IMMUNE REACTIONS
IN A POPULATION OF THE RED VOLE (*CLETHRIONOMYS RUTILUS*)

A. K. Dobrotvorsky, M. P. Moshkin, A. I. Chechulin, V. V. Panov, V. V. Mak

Key words: endoparasites, ectoparasites, humoral immune reaction, red vole, *Clethrionomys rutilus*.

SUMMARY

Based on the five-year population study of red voles *Clethrionomys rutilus* Pallas in southern West Siberia, we analysed the distribution of two predominating species of parasites (tapeworms *Hymenolepis horrida* and immature instars of ticks *Ixodes persulcatus*) in different demographic groups of the host, and seasonal changes of their incidence in the population.

We assessed primary humoral immune response of the voles (splenic antibody-forming cells) to antigenic challenge (injection of sheep erythrocytes) in respect to occurrence of these parasites. It was revealed that infection with *H. horrida* significantly reduced the numbers of antibody-forming cells in immature summer-born voles. In contrast, immune responses in immature and mature voles, which were parasitized by *I. persulcatus* at the moment of capture, were significantly higher as compared to non-infected hosts. The possible mechanisms of influence of parasites on variability of immune reactions of voles in the population under study are discussed.